

Популяционная характеристика полёвки-экономки в радиоэкологических исследованиях

© 2019. О. В. Ермакова, д. б. н., в. н. с.,
О. В. Раскоша, к. б. н., и. о. зав. лабораторией,
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: ermakova@ib.komisc.ru, raskosha@ib.komisc.ru

В результате многолетних радиоэкологических исследований (1981–2018 гг.) на примере изолированных друг от друга природных популяций полёвки-экономки (*Alexandromys oeconomicus* Pall.), обитающей на территориях, сходных по экологическим условиям существования вида и отличающихся по уровню естественного радиационного фона на один-два порядка (Ухтинский район Республика Коми), показано неодинаковое изменение некоторых демографических и морфофизиологических показателей в разные фазы популяционного цикла. В качестве показателей использованы половозрастная структура популяций, уровень воспроизводства и морфофизиологические показатели (масса тела, абсолютный и относительный вес надпочечников, сердца и печени). Обнаружено, что ионизирующее излучение оказывает модифицирующее действие на состояние морфофизиологических и демографических параметров, показатели размножения полёвок-экономок в условиях радиоактивного загрязнения среды обитания и способно усиливать влияние внутривидовых процессов.

Ключевые слова: полёвка-экономка, популяционные циклы, хроническое воздействие, ионизирующее излучение, морфофизиологические индикаторы, размножение.

Population characteristic of tundra vole in radioecological studies

© 2019. O. V. Ermakova ORCID:0000-0002-0186-0569
O. V. Raskosha ORCID: 0000-0003-4104-1717
Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: ermakova@ib.komisc.ru, raskosha@ib.komisc.ru

Different changes in certain demographic and morpho-physiological parameters of tundra voles (*Alexandromys oeconomicus* Pall.) at different stages of the population cycle were found as a result of long-term (1981–2018) radioecological studies of two isolated nature populations, living in the areas with similar ecology and different level (by one or two orders of magnitude) of natural radioactivity (Ukhta district of the Komi Republic). We used sex-age structure of the populations, reproduction level and certain morphological and physiological parameters (weight of vole, absolute and relative weight of adrenal glands, heart and liver) as the marker traits. Since 80-s, more animals have been noted at the contaminated site at all stages of the population cycle, and the number of individuals have been changed synchronously. Increase in the body weight and later reproduction of current year voles are followed by decrease in the functional activity of thyroid gland and chronic stress of adrenal function in voles at the contaminated site. Fluctuations of body weight and adrenal index in voles matched with changes in number of voles and may be used as relevant indicators of population state. In animals from the contaminated sites, high fertility compensates the increased mortality of young voles and contributes to the conservation of the population. "Radiation stimulation" occurs also as increased reproduction intensity, potential and total fertility, and accelerated maturation of follicles in the ovary. Our study and literature survey reveal that periodic ups and downs in the number of mouse-like rodents may be a result of changes in the population traits indicating significant changes in the organism of the animals forming population at the different stages. Ionizing irradiation had a modifying effect on the state of morpho-physiological and demographic parameters and the reproduction of tundra voles under the radioactive contamination. Irradiation could also strengthen the influence of intrapopulation processes.

Keywords: tundra vole, population cycles, chronic exposure, ionizing irradiation, morpho-physiological traits, reproduction.

Выявление общих тенденций и закономерностей приспособления животных к условиям существования – одна из важнейших проблем современной биологии. Для её решения необходимы конкретные знания об адаптивных особенностях представителей разных экологических групп, динамике адаптивных преобразований различных органов и систем [1, 2].

Популяции мелких млекопитающих обладают рядом специфических характеристик, к важнейшим из которых следует отнести: численность, тип популяционной динамики, рождаемость, смертность, демографическую структуру и индикаторы жизнеспособности популяции. Действие дополнительных факторов способно ослаблять или усиливать регуляционные способности популяции. Можно ожидать, что перенапряжение или истощение функций организма вследствие влияния радиационного фактора в первую очередь скажется на структуре популяции, интенсивности процессов размножения и на изменении морфофизиологических параметров, так как известно, что приспособление вида к экстремальным условиям среды – комплексное явление, включающее в качестве основных экологические и морфофизиологические составляющие [3–5]. Необходимо проведение исследований популяционных характеристик и морфофизиологического состояния органов у полёвки-экономки (*Alexandromys oeconomus* Pall.) в условиях нормального уровня радиоактивности в зависимости от фазы популяционного цикла с целью последующего сравнения с эффектом радиации, накладывающегося на экологические факторы в условиях среды обитания этих животных.

Объекты и методы

Материалом послужили сборы полёвки-экономки, полученные в результате многолетних работ в Республике Коми на участках с нормальным (контрольный участок) и повышенным радиационным фоном (радиевый и урано-радиевый участки). Подробно радиоэкологическая обстановка на участках описана в более ранних работах [6]. Отметим, что в природных условиях воздействие ионизирующей радиации на организм сочетается с действием экологических факторов нерадиационной природы, кроме того, оно усиливается химическим действием тяжёлых радиоактивных элементов. Отлов животных проводили ежегодно в один и тот же по-

левой период стандартными живоловками, используя их расстановку в линии. Фазы популяционного цикла определяли с учётом относительной численности и демографической структуры популяции. На основании комплексной оценки возраста были выделены три группы: сеголетки неполовозрелые, половозрелые и перезимовавшие полёвки. Показатели воспроизводства анализировали у репродуктивно-активных особей по следующим показателям: сроки начала размножения (по стадии беременности и возрасту эмбрионов), потенциальную (по числу жёлтых тел беременности) и фактическую (по числу живых эмбрионов и плацентарных пятен) плодовитость, рассчитывали общие эмбриональные потери (по соотношению жёлтых тел, мест имплантации и живых эмбрионов). Для анализа морфометрических показателей использовали абсолютный и относительный вес органов. Часть отловленных полёвок доставляли в виварий Института биологии КНЦ УрО РАН в «Научную коллекцию экспериментальных животных» [<http://www.skr-rf.ru/usu/471933/>] для лабораторного разведения и проведения экспериментов.

Результаты и их обсуждение

Динамика численности и половозрастная структура. Многолетний учёт численности полёвки-экономки показал, что продолжительность цикла у животных на контрольном и радиоактивно загрязнённом участках составляет 3–5 лет (рис. 1). Первые исследования, проведённые в 1950-е гг. (т. е. сразу после прекращения добычи и производства солей радия), указывают на то, что численность полёвок на участках с повышенным радиационным фоном была ниже, чем в чистых районах. Исследования после проведения дезактивационных работ (1961–1967 гг.) свидетельствуют о резком падении численности и постепенном её восстановлении через 3–5 лет. В период с 1967 по 1975 г. происходили изменения в состоянии популяции полёвок-экономок – численность её на участках с повышенным содержанием тяжёлых естественных радионуклидов на фазе пика численности превышала таковую в контроле [6]. В 80-е гг. отмечено превышение численности животных на радиевом участке уже на всех фазах [7], но синхронность изменения численности сохраняется, такая закономерность отмечается до настоящего времени (рис. 1).

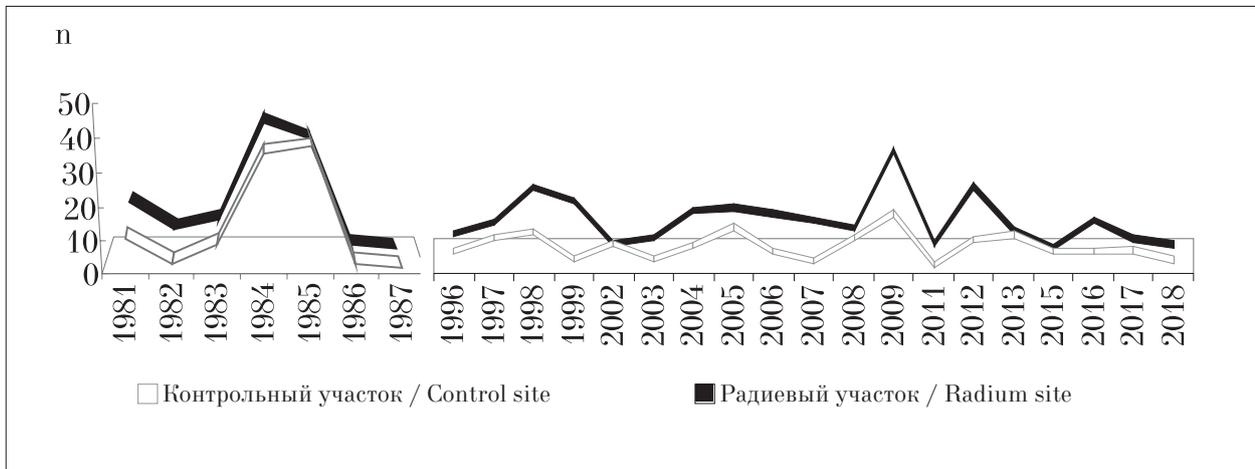


Рис. 1. Относительная численность полёвки-экономки на радиевом и контрольном участках с 1981 по 1987 гг. и с 1996 по 2018 гг.: n – число особей на 100 ловушко-суток
Fig. 1. Relative number of the tundra voles at radium and control sites from 1981 to 1987 and from 1996 to 2018: n is the number of individuals per 100 trap-days

Таблица / Table

Возрастной состав полёвок-экономок на участках, различающихся по уровню радиоактивного фона (1981–1987; 1996–2018 гг.) / The age composition of the tundra voles in sites that differ in the level of radioactive background (1981–1987; 1996–2018)

Участки / The sites	Число животных / Number of animals	Неполовозрелые сеголетки / The immature underyearling	Половозрелые сеголетки / The mature underyearling	Перезимовавшие особи / The overwintered individuals	Σ
Контрольный / Control	n	251	179	223	653
	%	38,4	27,4	34,2	100
Радиевый / Radium	n	692	225	362	1279
	%	54,1	17,6	28,3	100
Урано-радиевый / Uran and radium	n	51	27	29	107
	%	47,7	25,2	27,1	100

На радиевом участке наблюдается большее количество неполовозрелых сеголеток (табл.), что косвенно свидетельствует о более медленном половом созревании молодняка при хроническом облучении в среде обитания. При этом количество половозрелых и перезимовавших животных меньше, чем в контроле (на 10 и 6%, соответственно).

Морфофизиологические показатели.

Метод морфофизиологических индикаторов позволяет по комплексу экстерьерных и интерьерных признаков оценивать степень благополучия и интенсивность жизнедеятельности особей [3]. Анализ массы тела показал, что у полёвок старшей возрастной группы, обитающих на загрязнённых радионуклидами участках, во все фазы популяционного цикла показатели выше, чем у контрольных животных [7].

Обнаружены отличия по абсолютной и относительной массе сердца. Если учесть, что

увеличение сердца связано с возрастанием моторной активности, то животных с радиевого участка отличает стрессированность, повышенный обмен веществ и двигательная активность. Одними из наиболее важных регуляторов, участвующих в реализации общего адаптационного синдрома при различных формах стресса, являются глюкокортикоидные гормоны надпочечников. Абсолютную и относительную массу надпочечника часто используют в качестве косвенного показателя адренокортикальных функций, так как надпочечник не является железой запаса гормонов и быстро реагирует на любое экстремальное воздействие [7, 8]. Положительная корреляция массы железы у мелких грызунов с плотностью популяции отмечается многими авторами [1, 7–9]. У полёвки-экономки радиевого участка в период пиков численности (1981 г., 1984–1985 гг., 1993 г.) масса надпочечников была максимальной. Индекс органа также воз-

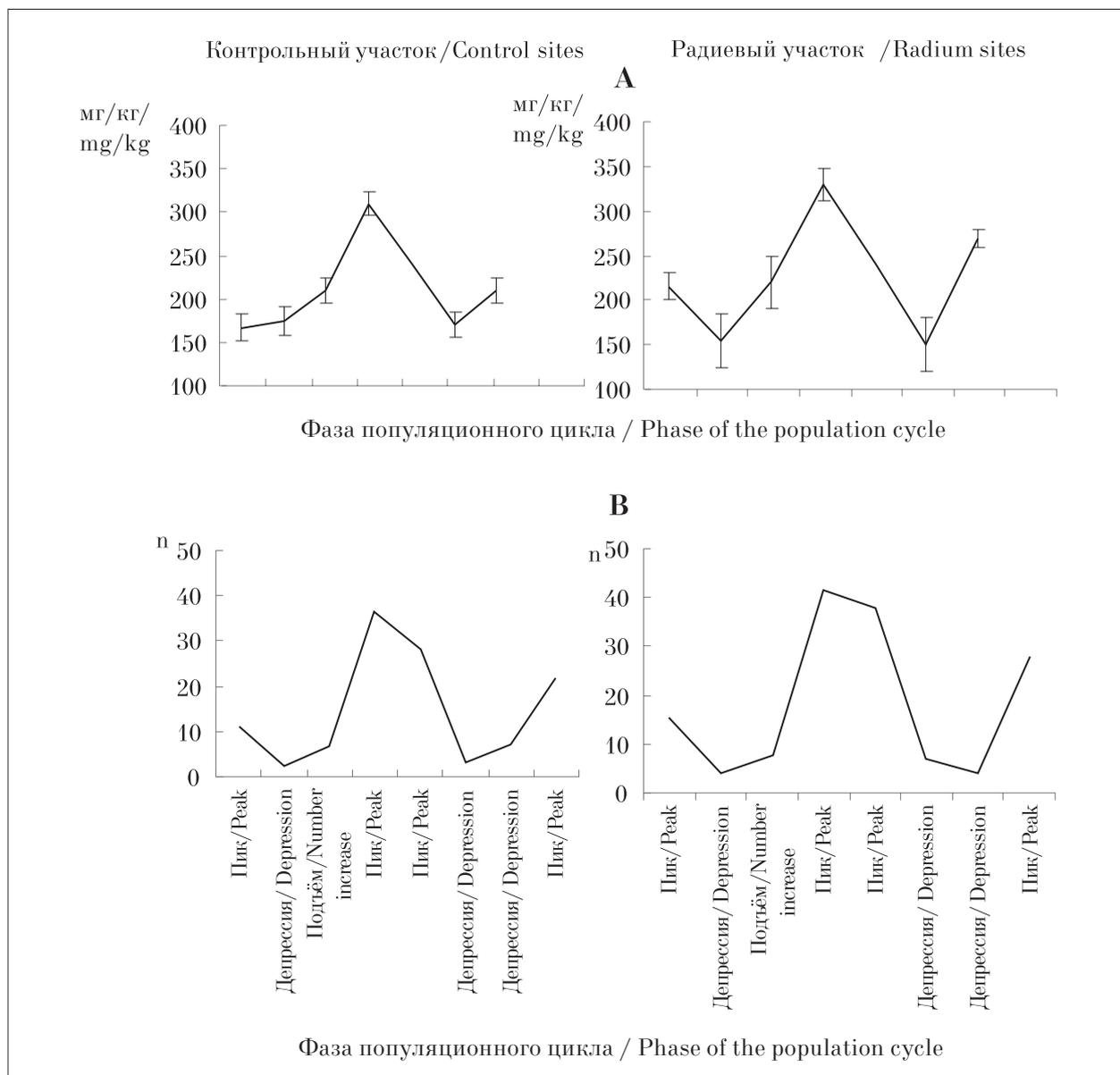


Рис. 2. Изменение индекса надпочечника в связи с динамикой численности популяции: А – индекс надпочечника перезимовавших самцов; В – относительная численность (n – число особей на 100 ловушко-суток) / **Fig. 2.** Changes in the index of the adrenal gland due to the number of population dynamics: А – the index of the adrenal gland in the overwintered males; В – the number of population dynamics (n – the number of individuals per 100 trap-days)

растал с увеличением численности животных (рис. 2). Таким образом, эти показатели могут служить вполне адекватными индикаторами состояния популяции.

Результаты многофакторного анализа подтвердили статистически значимые эффекты действия исследуемых факторов (радиационный фактор, фаза популяционного цикла, пол, возраст) на индекс надпочечника, а также некоторые значимые взаимодействия этих факторов (рис. 3), это позволяет заключить, что природные условия с повышенным фоном радиации увеличивают различия морфофизиологических характеристик, вы-

званные действием других факторов, и свидетельствует об усилении функционального напряжения коры надпочечника у полёвок радиевого участка.

Достоверное увеличение массы тела и более позднее, чем в контроле, вступление сеgetок в размножение, сочетается с угнетением функциональной активности щитовидной железы [10, 11] и хроническим напряжением функции надпочечников у животных радиевого участка [7, 12]. Известно, что недостаток тиреоидных гормонов, снижая интенсивность обменных процессов в организме, приводит к увеличению массы тела и задержке полового

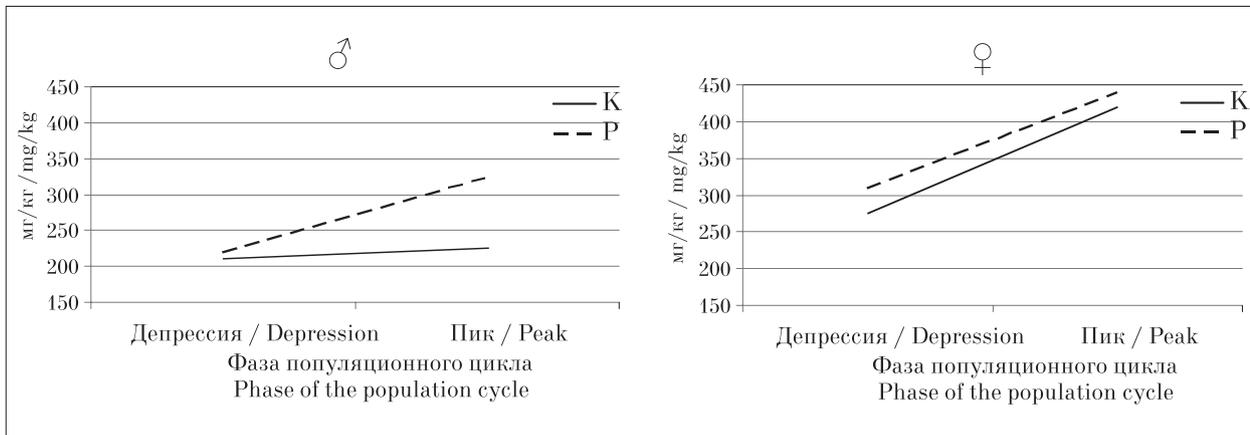


Рис. 3. Изменения индекса надпочечника полёвки-экономки при взаимодействии «радиационного фактора» с факторами «фаза популяционного цикла» и «пол» ($p \leq 0,05$): Р – радиевый участок, К – контрольный участок
Fig. 3. Changes in the index of the adrenal cortex of the tundra voles in the interaction of the “radiation factor” with the factors “phase of the population cycle” and “sex” ($p \leq 0.05$): R – radium sites, K – control sites

созревания [9]. Более высокий вес сердца и надпочечников свидетельствует о том, что организм полёвок, обитающих на участке с повышенным радиационным фоном, работает неэкономно, с напряжением, что подчёркивает неблагоприятность их существования в этих условиях. Некоторые морфофизиологические показатели, сохраняя зависимость от численности популяции, имеют различия по полу или возрасту. Так, например, индекс печени перезимовавших самцов с радиевого участка во все фазы численности ниже или равен контрольным значениям, а этот же показатель у самок превышает значения контроля [7].

Разнонаправленность действия комплекса радиационного и сопутствующих ему факторов нерадиационной природы в зависимости от возраста, пола и фазы популяционного цикла, необходимо учитывать при прогнозировании действия малых доз радиации на популяции животных.

Показатели размножения. Беременность полёвки-экономки продолжается около 20 дней. В возрасте 15–20 дней зверьки приступают к самостоятельной жизни, а некоторые самки к размножению. Участие сеголеток в размножении в значительной степени зависит от общей численности полёвок. Оно выше в годы спада и депрессии численности. Величина выводков колеблется в пределах от 4 до 10 детёнышей, чаще всего 6–8, при этом она меняется в различные годы. Интенсивность размножения и эмбриональная смертность являются важными характеристиками жизнеспособности популяции. Эти показатели изучали на полёвках, отловленных в при-

родных условиях и помещённых в условия вивария [13]. Оценивали интенсивность размножения (количество пар животных, участвующих в размножении за определённый период времени), продолжительность жизни и репродуктивного периода, плодовитость, а у потомков (F_1 и F_2) скорость роста молодняка и уровень эмбриональной и постэмбриональной смертности. Оказалось, что наибольшей интенсивностью размножения (соотношение фактического и потенциального числа помётов каждой самки) характеризуются полёвки с радиевого участка – в среднем 82%, у самок с урано-радиевого участка этот показатель в среднем составлял 75%, наименьший – в контроле (55%). Благодаря повышенной интенсивности размножения и, несмотря на более короткий репродуктивный период, у полёвок радиевого участка было достоверно больше помётов (максимальное количество помётов, рождённых от самок радиевого участка – 12, в контроле – 9), фактическая плодовитость тоже была выше контроля. При этом эмбриональная смертность у облучённых полёвок-экономок и доимплантационная гибель на участках с повышенным радиационным фоном была статистически значимо выше этих показателей в контроле. Подобные результаты были получены и другими авторами по сибирской красной полёвке [14]. Потомство облучённых животных менее жизнеспособно, отмечено мёртворождение и до половозрелого состояния в виварии выживало менее 50% детёнышей, тогда как в контроле этот показатель составлял 75%. Несомненно, что повышенная плодовитость компенсирует высокую смерт-

ность молодняка и способствует сохранению численности популяции. «Радиационная стимуляция» проявляется и в повышении интенсивности размножения, потенциальной и общей плодовитости, а также в ускоренном созревании фолликулов в яичнике (у животных с радиевого и урано-радиевого участков доля растущих фолликулов и Граафовых пузырьков возрастает по сравнению с контролем на 12 и 3% соответственно; $p \leq 0,05$). Однако, «платой» за неё, является сокращение продолжительности жизни, репродуктивного периода и резервных возможностей яичника самок (снижение на 17% числа примордиальных фолликулов; $p \leq 0,05$), а также увеличение эмбриональной смертности и менее жизнеспособное потомство.

Заключение

Таким образом, результаты наших исследований и анализ имеющихся в литературе данных свидетельствуют о том, что периодически повторяющиеся подъёмы и спады численности популяций мышевидных грызунов являются результатом закономерных изменений популяционных характеристик, свидетельствующих о существенных перестройках, происходящих в организме зверьков, формирующих популяцию на разных фазах численности. Ионизирующее излучение оказывает модифицирующее действие на состояние морфофизиологических и демографических параметров, показатели размножения полёвок-экономок в условиях радиоактивного загрязнения среды обитания и способно усиливать влияние внутривидовых процессов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН, № ГР АААА-А18-118011190102-7.

Литература

1. Ivanter E.V., Korosov A.V., Yakimova A.E. Ecological and statistical analysis of long-term changes in the abundance of small mammals at the northern limit of the range (Northeastern Ladoga region) // Russian Journal of Ecology. 2015. V. 46. No. 1. P. 89–95.
2. Grigorkina E., Olenev G. East Urals radioactive trace: adaptive strategy of rodents' population // Radio-protection. 2011. V. 46. No. 6. P. 437–443.
3. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск. 1968. 386 с. (Тр.

Ин-та экологии растений и животных / Урал. фил. АН СССР. № 58).

4. Gileva E.A., Yalkovskaya L.E. Genetic consequences of radioactive pollution for the Ural population: from rodents to humans // Doklady Biological Sciences. 2009. V. 425. No. 1. P. 160–163.
5. Krebs C.J. Population cycles revisited // Journal of Mammalogy. 1996. V. 77. No. 1. P. 8–24.
6. Маслов В.И. Миграция урана, радия и тория в системе почва – растения и роль мышевидных грызунов в этих процессах: Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1971. 257 с.
7. Ермакова О.В. Изменение некоторых демографических и морфофизиологических показателей у полёвок-экономок в зависимости от стадий популяционного цикла и радиационной обстановки // Радиоэкология биогеоценозов с повышенным фоном естественной радиоактивности. Сыктывкар. 1987. С. 19–26 (Тр. Коми фил. АН СССР. Вып. 81).
8. Christian J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation growth // Physiological mammalogy. New York. 1963. V. 1. P. 189–353.
9. Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.
10. Raskosha O.V., Ermakova O.V., Velegzhaninov I.O. Morphological and cytogenetic study of thyroid gland of voles natural populations from increased radioactive background territories // Tez. 41st Annual Meeting of the European Radiation Research Society ERR2014. Rhodes, Greece, 2014. P. 284.
11. Раскоша О.В., Ермакова О.В. Морфологическое состояние щитовидной железы полёвок-экономок, обитающих в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 55–61.
12. Ermakova O.V. Comparative morphological analysis of peripherae endocrine glands of small mammals inhabiting areas with high levels of radioactivity and exposed to chronic irradiation in model experiments // Biophysics. 2011. V. 56. No. 1. P. 135–139.
13. Башлыкова Л.А., Раскоша О.В., Ермакова О.В. Изменение процесса размножения мышевидных грызунов, обитающих в условиях радиоактивного загрязнения // Вестник Института биологии. 2005. № 6. С. 22–24.
14. Тестов Б.В. Репродукция полёвок в различных радиоэкологических условиях // Радиоэкология биогеоценозов с повышенным фоном естественной радиоактивности. Сыктывкар, 1987. С. 27–36 (Тр. Коми филиала АН СССР, № 81).

References

1. Ivanter E.V., Korosov A.V., Yakimova A.E. Ecological and statistical analysis of long-term changes in the abundance of small mammals at the northern limit of the range (Northeastern Ladoga region) // Russian Journal

of Ecology. 2015. V. 46. No. 1. P. 89–95. doi: 10.7868/S0367059715010060

2. Grigorkina E., Olenev G. East Urals radioactive trace: adaptive strategy of rodents' population // Radio-protection. 2011. V. 46. No. 6. P. 437–443.

3. Shvarts S.S., Smirnov V.S., Dobrinskiy L.N. Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. Sverdlovsk. 1968. 386 p. (Tr. In-ta ekologii rasteniy i zhivotnykh Ural. fil. AN SSSR. No. 58 (in Russian).

4. Gileva E.A., Yalkovskaya L.E. Genetic consequences of radioactive pollution for the Ural population: from rodents to humans // Doklady Biological Sciences. 2009. V. 425. No. 1. P. 160–163.

5. Krebs C.J. Population cycles revisited // Journal of Mammalogy. 1996. V. 77. No. 1. P. 8–24.

6. Maslov V.I. Migration of uranium, radium and thorium in the soil-plant system and the role of mouse rodents in these processes: Dis. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar, 1971. 257 p. (in Russian).

7. Ermakova O.V. Change of some demographic and morphophysiological indicators in the vole-economy in relation to the stages of the population cycle and the radiation situation // Radioecology of biogeocenoses with an increased background of natural radioactivity. Syktyvkar. 1987. P. 19–26 (Tr. Komi fil. AN SSSR. V. 81) (in Russian).

8. Christian J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation growth // Physiological mammalogy. N-Y. 1963. V. 1. P. 189–353.

9. Chernyavskiy F.B., Tkachev A.V. Population cycles of lemmings in the Arctic: Ecological and endocrine aspects. Moskva: Nauka, 1982. 164 p. (in Russian).

10. Raskosha O.V., Ermakova O.V., Velegzhaninov I.O. Morphological and cytogenetic study of thyroid gland of voles natural populations from increased radioactive background territories // Tez. 41st Annual Meeting of the European Radiation Research Society ERR2014. Rhodes, Greece, 2014. P. 284.

11. Raskosha O.V., Ermakova O.V. The morphological state of thyroid gland of tundra voles, living in a high level of natural radioactivity // Theoretical and Applied Ecology. 2013. No. 2. P. 55–61 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2013-2-055-061

12. Ermakova O.V. Comparative morphological analysis of peripherae endocrine glands of small mammals inhabiting areas with high levels of radioactivity and exposed to chronic irradiation in model experiments // Biophysics. 2011. V. 56. No. 1. P. 135–139.

13. Bashlykova L.A., Raskosha O.V., Ermakova O.V. Change in the reproduction process of rodent mice living in conditions of radioactive contamination // Vestnik Instituta biologii. 2005. No. 6. P. 22–24 (in Russian).

14. Testov B.V. Reproduction of the vole in various radioecological conditions // Radioekologiya biogeotse-nozov s povyshennym fonom estestvennoy radioaktivnosti. Syktyvkar, 1987. P. 27–36 (Tr. Komi filiala AN SSSR. No. 81) (in Russian).